© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Linzer biol. Beitr.	28/2	1083-1116	31.12.1996

Hummelgemeinschaften und Blumengesellschaften am Eichkogel in Niederösterreich (Hymenoptera, Apoidea)

C. FARNBERGER & H.F. PAULUS

Abstract: Bumblebee communities usually consist of many species coexisting within small areas. Mechanisms of resource partitioning were studied in 7 sites in a nature reserve in Eastern Austria using permanent study transects. The foraging dynamics of the species and their change in numbers in the frame of available resources were investigated with special reference to phenological patterns of the food plants.

Key words: Bumblebee communities, coexistence mechanisms, flowering phenology, resource partitioning, Austria, faunistics.

Einleitung

Der Eichkogel am niederösterreichischen Alpenostrand ist ein Naturschutzgebiet von internationaler Bedeutung (HOLZNER & al. 1986). Eine Besonderheit des Eichkogels sind seine wegen ihrer Ausdehnung und Artenzusammensetzung einmaligen Trocken- und Halbtrockenrasen, die zu den artenreichsten und farbenprächtigsten Pflanzengesellschaften Österreichs zählen. Wegen ihrer ökologischen Bedeutung und ihrem hohen Wert für den Naturschutz wurden Teile des Eichkogels 1960 zum Naturschutzgebiet erklärt, das 1991 auf eine Fläche von 68,3 ha erweitert wurde. Aufgrund seiner Lage im Kontaktbereich pannonischer und submediterraner Faunenelemente ist am Eichkogel auch eine reichhaltige, wärmeliebende Entomofauna anzutreffen. Für viele ponto-mediterrane Insekten liegt hier der westlichste Fundort in Niederösterreich. So treten unter anderem *Mantis religiosa* und sogar *Sago pedo* auf. Innerhalb der Familiengruppe der Apoidea sind nach FRANZ (1982) zwar nur 50 Arten von Solitärbienen nachgewiesen, doch dürfte der Anteil erheblich höher sein. Die Entomofauna im Gebiet des Eichkogels ist im allgemeinen gut untersucht, wobei es sich aber in erster Linie um faunistische Aufsammlungen handelt (EBNER 1951, 1953; KASY 1959, 1961; PITTIONI & SCHMIDT 1942, 1943). Speziell über Hummeln hingegen ist wenig bekannt. Für Österreich gibt RASMONT (1984) inclusive der alpinen Arten 43 *Bombus* und *Psithyrus*-Arten an. Hummeln können aufgrund ihrer auffälligen Färbung im allgemeinen gut determiniert werden und stellen zum einen auf-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

grund der leichten visuellen Beobachtbarkeit im Freiland eine geeignete Gruppe für Bioindikator- Untersuchungen dar. Zum anderen wurde die Beziehung zwischen Hummeln und Blüten zu einem wichtigen Modellsystem für ökologische Forschung. Als Nektar- und Pollenspender stellen Blüten für Hummeln sowohl für die Eigenernährung als auch vor allem für die Brutpflege die einzigen Nahrungsressourcen dar. Je nach ökologischer Vielfalt der Biotope kommen in einem Gebiet stets mehrere bis viele Arten gemeinsam vor (TERÄS 1985). Eine Grundfrage im System Hummeln-Blüten ist daher, wie mehrere Arten die Blütenressourcen im Sinn einer Konkurrenzminderung effektiv aufteilen können (HEINRICH 1976, 1979; INOUYE 1978). Während über die Autökologie einzelner Arten viel bekannt ist, gibt es auf synökologischer Ebene relativ wenige Untersuchungen. Vor allem wurde der Frage nachgegangen, wie genau Proboscislänge der Hummel und Corollenlänge der genutzten Pflanzenart übereinstimmen (vgl. RANTA & LUNDBERG 1980, INOUYE 1980). Umfassende Untersuchungen von Hummelzönosen in Halbtrockenrasen, die phyto- und zoozönologische Ergebnisse gleichermaßen berücksichtigen, wurden in Österreich bisher nur von NEUMAYER (1992) und in Südwestdeutschland von KRATOCHWIL (1983, 1984) und SOWIG (1988) durchgeführt. In der vorliegenden Untersuchung sollen die Beziehungen zwischen Blumengesellschaften verschiedener Halbtrockenrasen und ihren Blütenbesuchern (Hummelzönosen) unter Berücksichtigung phänologischer Aspekte untersucht werden. Ziel der Untersuchung war die Dokumentation der Hummelgemeinschaften in verschiedenen Teilbiotopen des Eichkogels im Zusammenhang mit den von ihnen genutzten Blumengesellschaften. Besonders interessant ist die jeweilige phänologische Verschiebung und ihre jeweiligen Veränderungen der Hummelgemeinschaften in Relation zum Blumenangebot. Weitere Ziele bestanden darin, dem Verständnis der Kausalität solcher Veränderungen näher zu kommen. Daraus können weitere Beiträge zum Kenntnisgewinn über notwendige Pflegemaßnahmen zur Erhaltung einer artenreichen, typischen Halbtrockenrasen-Biozönose in einem wertvollen Naturschutzgebiet gewonnen werden.

Untersuchungsgebiet und Methode

Beim „Eichkogel" handelt es sich um ein Naturschutzgebiet südlich von Mödling am niederösterreichischen Alpenostrand (48°4', 16°17' N) (Abb. 1). In der Nähe des Anningermassives, dem nördlichsten Punkt der Thermenlinie, ragt der Eichkogel markant in das Wiener Becken vor. Der 366 m hohe Eichkogel ist aus jungtertiären Lockersedimenten (Sande, Tegel) aufgebaut und zumindest teilweise von einer dünnen Lößschichte bedeckt. Die Gipfelzone und die etwas tiefer liegende deutlich ausgeprägte und nach Norden und Osten vorspringende Terassenfläche in 320 m bestehen aus zwei mächtigen Süßwasserkalkplatten. Durch die Kalkbänke werden die darunterliegenden pannonen Sande vor weiterer Abtragung geschützt und sind somit der gestaltende Faktor für den Eichkogel. Der Eichkogel ist vom Biotoptyp als

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Trockenstandort zu bewerten. Er umfaßt ein strukturreiches und mosaikartig zusammengesetztes Halbtrockenrasengebiet, das von Gebüschgruppen und wärmeliebenden Wald- und Waldsteppengesellschaften durchsetzt ist. Die Halbtrockenrasen verteilen sich auf einige zum Teil durch Übergänge und Durchdringungen verknüpfte Typen. Das Untersuchungsgebiet i.e.S. liegt am Südhang des Eichkogels, in südöstlicher bis südwestlicher Exposition zwischen 320 m und 340 m über dem Meeresspiegel und ist somit der Kollinstufe zuzuordnen. Die Lage der einzelnen Transekte ist in Abb. 2 dargestellt.

Neben einer grundlegenden Bearbeitung der Trockenrasen des niederösterreichischen Alpenostrandes durch WAGNER (1941) liegen Untersuchungen über die Vegetation des Eichkogels von REDL (1973), SEGER (1973) und RATHMAYER (1985) vor. Zu den floristischen Besonderheiten zählen *Adonis vernalis*, *Dictamnus albus*, *Geranium sanguineum*, *Iris pumila* und *Phlomis tuberosa*.

Mit der Transekt-Methode (Linientaxierung), die im Untersuchungsgebiet durchgeführt wurde, können vor allem Tiergruppen näher untersucht werden, die sich durch größere Mobilität auszeichnen. Man geht konstant langsam einen Weg oder eine markierte Strecke ab und zählt alle Hummeln innerhalb einer Streifenbreite von bis zu 4 m. Als relatives Häufigkeitsmaß wird die Summe aus den beobachteten Zahlen einer Hummelart pro einmal wöchentlich kontrolliertem Transekt angegeben. Wird der Transekt mehrmals pro Woche begangen, zählt der jeweilige Durchschnitt (MÜHLENBERG 1993).

Insgesamt wurden sieben Transekte untersucht, deren Auswahl unter dem Gesichtspunkt erfolgte, besonders die wegen ihres Blütenangebotes für Hummeln wesentlichen Flächen zu erfassen. Die Größe der rechteckigen bzw. quadratischen Transekte lag etwa bei 300 m². Innerhalb jeder Fläche wurden möglichst homogene und in der Länge leicht vergleichbare Routen festgelegt. Die Aufnahme von Daten erfolgte auf zwei Arten:

Die Transektabschnitte wurden wöchentlich entlang der Routen im langsamen, gleichmäßigen Schrittempo abgegangen, wobei alle Hummelindividuen, die sich innerhalb eines Abstandes von etwa 2 m rechts oder links der Strecke befanden, erfaßt wurden. Protokolliert wurden Art-, Geschlechts- oder Kastenzugehörigkeit der Hummel, Blütenbesuch, Art der Blütennutzung (Nektar und/oder Pollen soweit dies nachzuvollziehen war), Datum, Uhrzeit, Dauer der Begehung und Witterungsbedingungen (Temperatur, Wind, Bewölkung, Sonnenscheindauer). Eine Standardisierung wurde dadurch erreicht, daß Zählungen nur zwischen 9h und 16h und nur bei Temperaturen über 15° C ausgeführt wurden. Um das aktuelle Blütenangebot zu erfassen, wurde in jedem Transekt eine Aufnahmefläche von 5 mal 5 Metern für die Pflanzenaufnahme abgesteckt. Die Aufnahme erfolgte durch Auszählen der Blüten bzw. Blütenstände all jener Pflanzenarten, von denen ein Blütenbesuch durch Hummeln anzunehmen war. Es sind dies bis auf Gräser alle Blütenpflanzenarten, die Pollen und/oder Nektar anbieten.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

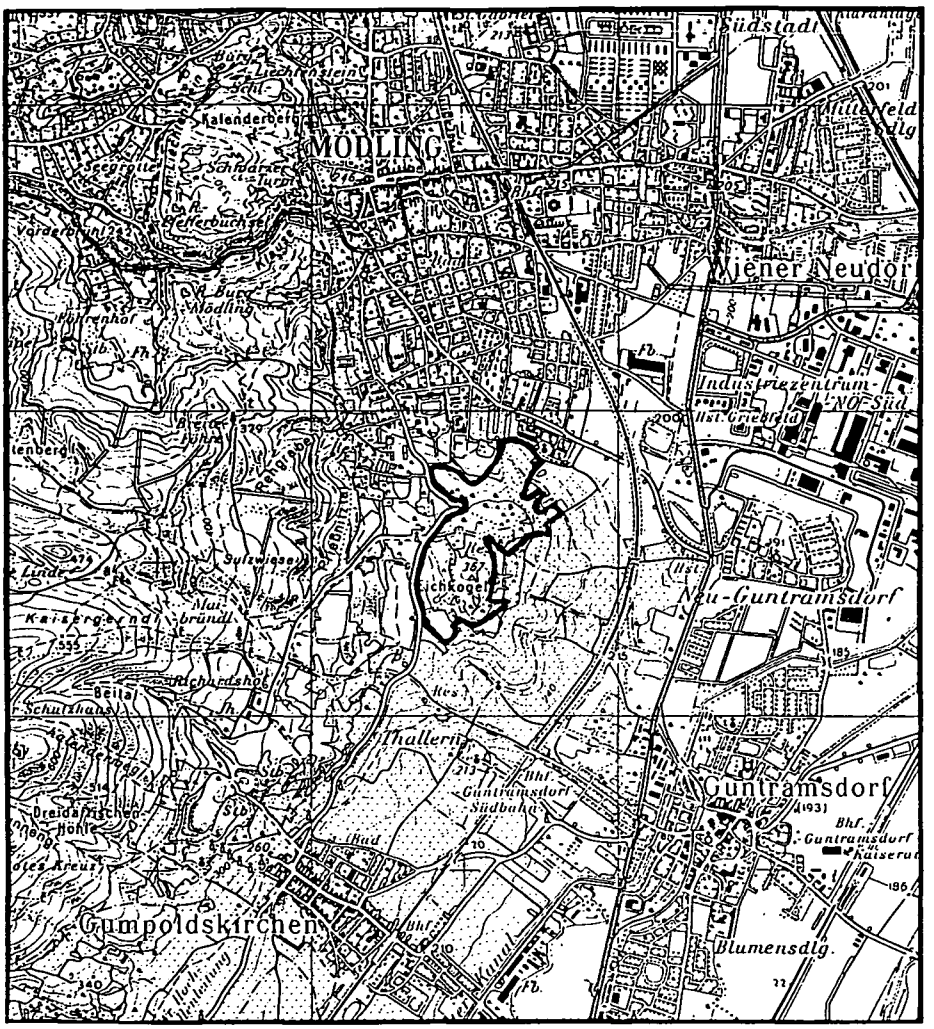

Abb. 1: Lage des Naturschutzgebietes Eichkogel.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

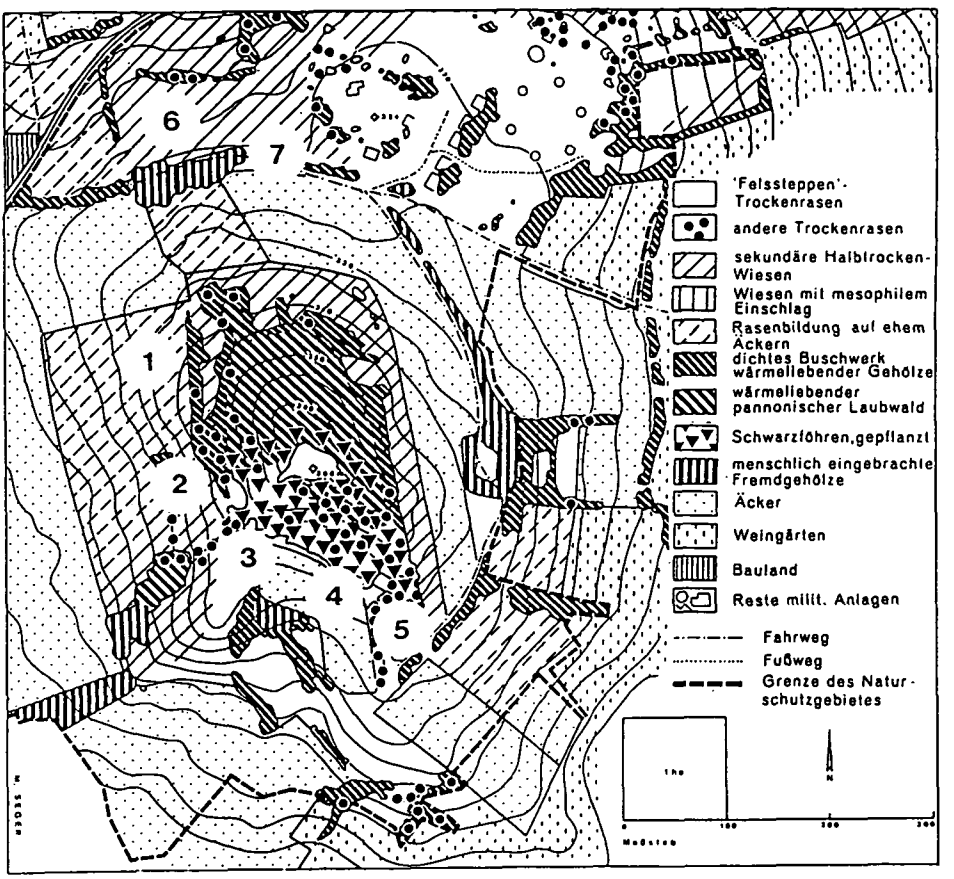

Abb. 2: Lage der Transekte 1-7 im Naturschutzgebiet Eichkogel (verändert nach SEGER 1973).

Ergebnisse

A. Botanische Ergebnisse

Innerhalb der in den Transekten abgesteckten Aufnahmeflächen wurden während des gesamten Untersuchungszeitraumes 56 Pflanzenarten aus 19 Pflanzenfamilien im blühenden Zustand erfaßt (Tab. 1).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab.1: Artenliste der in den Transekten erfaßten Blütenpflanzen und ihre Zuordnung zu den blütenökologischen Typen nach KUGLER (1970).

Pflanzenart	Familie	Blumentyp
Achillea pannonica	Asteraceae	Körbchenblume
Allium flavum	Alliaceae	Scheibenblume
Anthyllis vulneraria	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Astragalus asper	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Astragalus onobrychis	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Campanula bononiensis	Campanulaceae	Glockenblume
Centaurea jacea	Asteraceae	Körbchenblume
Centaurea scabiosa	Asteraceae	Körbchenblume
Clematis vitalba	Ranunculaceae	Scheibenblume
Colchicum autumnale	Colchicaceae	Trichterblume
Coronilla varia	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Dianthus carthusianorum	Caryophyllaceae	Stieltellerblume
Dictamnus albus	Rutaceae	Lippenblume
Dorycnium germanicum	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Echium vulgare	Boraginaceae	Lippenblume
Erysimum diffusum	Brassicaceae	Scheibenblume
Genista tinctoria	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Geranium sanguineum	Geraniaceae	Scheibenblume
Helianthemum nummularium	Cistaceae	Scheibenblume
Hypericum perforatum	Hypericaceae	Scheibenblume
Inula ensifolia	Asteraceae	Körbchenblume
Inula oculus-christi	Asteraceae	Körbchenblume
Knautia arvensis	Dipsacaceae	Körbchenblume
Lathyrus latifolius	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Lembotropis nigricans	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Linaria vulgaris	Scrophulariaceae	Lippenblume
Linum flavum	Linaceae	Scheibenblume
Linum tenuifolium	Linaceae	Scheibenblume
Lotus corniculatus	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Medicago lupulina	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Melampyrum arvense	Scrophulariaceae	Lippenblume
Muscari tenuiflorum	Hyacinthaceae	Glockenblume
Onobrychis viciifolia	Fabaceae	Schmetterlingsblume

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ononis spinosa	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Oxytropis pilosa	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Phlomis tuberosa	Lamiaceae	Lippenblume
Ranunculus acris	Ranunculaceae	Scheibenblume
Rhinanthus minor	Scrophulariaceae	Lippenblume
Salvia nemorosa	Lamiaceae	Lippenblume
Salvia pratensis	Lamiaceae	Lippenblume
Salvia verticillata	Lamiaceae	Lippenblume
Scabiosa ochroleuca	Dipsacaceae	Körbchenblume
Silene dioica	Caryophllaceae	Stieltellerblume
Solidago virgaurea	Asteraceae	Körbchenblume
Stachys recta	Lamiaceae	Lippenblume
Tanacetum corymbosum	Asteraceae	Körbchenblume
Teucrium chamaedrys	Lamiaceae	Lippenblume
Teucrium montanum	Lamiaceae	Lippenblume
Thymus sp.	Lamiaceae	Lippenblume
Tragopogon orientalis	Asteraceae	Körbchenblume
Trifolium montanum	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Trifolium pratense	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Trifolium repens	Fabaceae	Schmetterlingsblume
Veronica teucrium	Scrophulariaceae	Lippenblume
Vicia cracca	Fabaceae	Lippenblume
Vicia lutea	Fabaceae	Lippenblume

Die meisten Pflanzenarten haben mehr oder minder begrenzte Blütezeiten, die bezüglich des Wertes einer Pflanzengesellschaft für Hummeln eine Rolle spielen, weil diese ein kontinuierliches Blütenangebot über lange Zeit brauchen (KRATOCHWIL 1983, 1984).

Abb. 3 zeigt die Staffelung der Blühaspekte der von Hummeln besuchten Pflanzenarten während des Untersuchungszeitraumes. Die Reihenfolge richtet sich nach dem Zeitpunkt der maximal erreichten Blumenmenge pro Pflanzenart, die jeweils 100% gesetzt wurde. Während des Zeitraumes des Blühmaximums einer Pflanze ist die maximale Zahl an Blüten für Besucher geöffnet. Blühmaxima können relativ kurz sein im Vergleich zur gesamten Blühphase derselben Pflanze.

Die untersuchten Flächen sind verschiedenen Pflanzengesellschaften zuzuordnen (Tab. 2) und unterscheiden sich hinsichtlich des Vorkommens der Pflanzenarten (Abb. 4).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

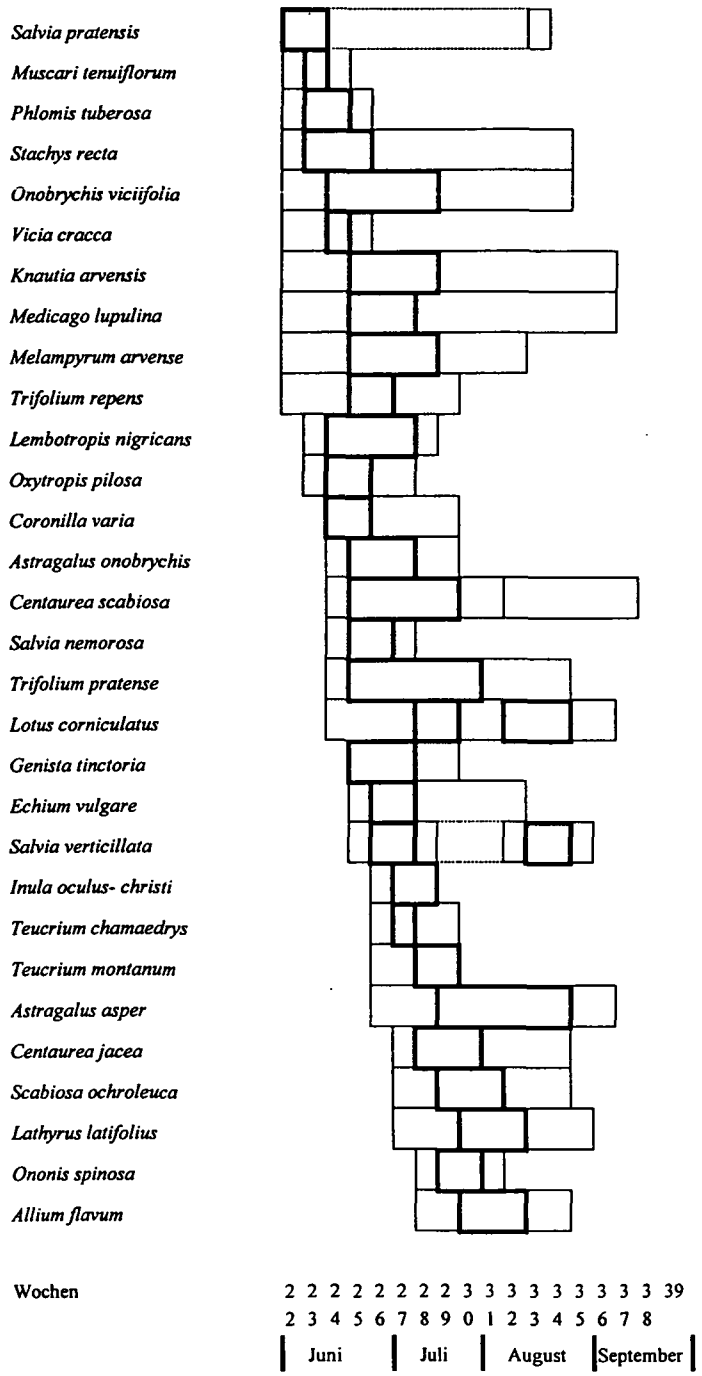

Abb. 3: Phänologische Abfolge der im Untersuchungsgebiet von Hummeln besuchten Pflanzenarten; maximal erreichte Blüten- bzw.Blütenstandzahl pro Art = 100%; die schwarz umrahmten Flächen stellen den Zeitraum dar, in dem mehr als 50 % blühten (Blühmaximum).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 2: Die Untersuchungsflächen im Naturschutzgebiet Eichkogel.

Transekt	Gesellschaft	Charakterarten
1	Polygalo majoris-Brachypodietum pinnati	*Linum flavum*, *Oxytropis pilosa*
4	Salvio nemorosae-Festucetum rupicolae	*Salvia nemorosa*, *Astragalus onobrychis*
3	Geranio-Dictamnetum	*Dictamnus albus*, *Geranium sanguineum*
4	Trockenbusch	*Helianthemum nummularium*, *Lembotropis nigricans*
5	Medicagini minimae-Festucetum valesiacae	*Iris pumila*, *Teucrium montanum*
6,7	Frischwiesen	*Arrhenaterum elatius*, *Centaurea scabiosa*

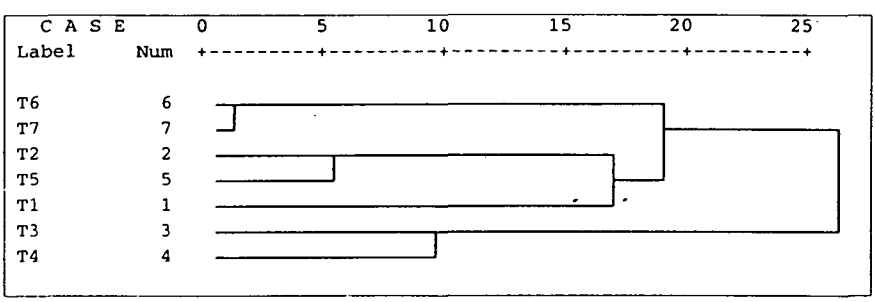

Abb. 4: Dendrogramm der Ähnlichkeit der Transekte in Bezug auf die jeweils vorkommenden Pflanzenarten.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 5: Transekt 1 im Naturschutzgebiet Eichkogel; blühdominante Pflanzen zur Zeit der Aufnahme: *Oxytropis pilosa, Rapistrum perenne* (Foto: Farnberger).

Abb. 6: Transekt 3 im Naturschutzgebiet Eichkogel; blühdominante Pflanze zur Zeit der Aufnahme: *Phlomis tuberosa* (Foto: Farnberger).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 7: Transekt 4 im Naturschutzgebiet Eichkogel; blühdominante Pflanzen zur Zeit der Aufnahme: *Astragalus onobrychis, Rapistrum perenne* (Foto: Farnberger).

Abb. 8: Transekt 5 im Naturschutzgebiet Eichkogel; blühdominante Pflanzen zur Zeit der Aufnahme: *Astragalus onobrychis, Salvia nemorosa* (Foto: Farnberger).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Diskussion der botanischen Ergebnisse

Entscheidend für Hummeln, die aufgrund des durch die Sozialität gegebenen hohen Energiebedarfes des Volkes ein kontinuierliches Blütenangebot benötigen, ist die lückenlose Aufeinanderfolge von effektiv ausbeutbaren Nahrungspflanzen. Wie aus Abb. 3 ersichtlich ist, sind blühende Arten während des gesamten Untersuchungszeitraumes von Anfang Juni bis Mitte September vorhanden. Alle von Hummeln besuchten Pflanzenarten unterscheiden sich sowohl hinsichtlich ihrer Blühdauer als auch hinsichtlich des Zeitpunktes ihrer Blühmaxima. Eine kontinuierliche Abfolge der Blühmaxima der einzelnen Pflanzenarten ist deutlich zu erkennen. Die Blühmaxima sind zum Teil relativ kurz im Vergleich zur gesamten Blühdauer derselben Pflanze. Das gesamte Blütenangebot ist charakterisiert durch die Abfolge von Blumenwellen, die jeweils den Blühaspekt zu diesem Zeitpunkt bestimmen.

Eine Höchstzahl von 25 gleichzeitig blühenden, von Hummeln besuchten Pflanzenarten wird in der ersten Juli-Hälfte erreicht. In diesem Zeitraum blühen über 80% aller Arten.

Die sieben Untersuchungsflächen sind verschiedenen pflanzensoziologischen Gesellschaften zuzuordnen (Tab. 2). Da für Hummeln das vorhandene Blütenangebot entscheidend ist, wurden die Transekte bezüglich der jeweils vorkommenden Pflanzenarten in Gruppen zusammengefaßt, deren Ähnlichkeitsindizes in Abb. 4 dargestellt sind.

Transekt 6 und 7 weisen die größte Ähnlichkeit auf. Es handelt sich um Frischwiesen mit einem sehr ähnlichen Blütenangebot, das allerdings durch die Mahd-Termine in unterschiedlichen Zeiträumen bereitgestellt wird. Die Mähwiesen weisen eine geringere Pflanzenarten-Diversität auf als die untersuchten Trockenrasen.

Die Ähnlichkeit zwischen Transekt 2 und Transekt 5 (Abb. 8) ist möglicherweise darauf zurückzuführen, daß beide Flächen ein Übergangsstadium zwischen primärem und sekundärem Trockenrasen darstellen. In beiden Transekten blühten *Salvia nemorosa* und *Salvia verticillata* sehr reichlich, allerdings zu verschiedenen Zeiten. Auch die Untersuchungsfläche 1 (Abb. 5), ein sekundärer Halbtrockenrasen, gehört zu dieser Ähnlichkeitsgruppe. Allen drei Flächen ist weiters gemeinsam, daß das Blütenangebot maximal bis zur 33. Woche vorhanden ist.

Die Ähnlichkeit zwischen Transekt 3 (Abb. 6) und Transekt 4 (Abb. 7) ist über den pflanzensoziologischen Raster hinaus möglicherweise darin zu sehen, daß sich die beiden benachbarten Flächen in unmittelbarer Nähe eines Schwarzföhrenforstes befinden. Beide Flächen weisen zum Teil ein charakteristisches Spektrum an großblütigen und großblättrigen Pflanzen-arten auf, die aufgrund der teilweisen Beschattung mit genügend Feuchtigkeit versorgt sind. Auf die Rolle von Pflanzengesellschaften für die Ressourcenaufteilung bei Hummeln wird in der abschließenden Diskussion eingegangen.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

B. Faunistische Ergebnisse

In den Untersuchungsflächen konnten folgende *Bombus*- und *Psithyrus*-Arten nachgewiesen werden (Tab. 3): (Einteilung und Benennungen der Untergattungen nach LØKEN 1973).

Tab. 3: Artenliste der am Eichkogel nachgewiesenen Hummeln aus der Unterfamilie Bombinae (D.T. et FR. 1895).

Gattung	Untergattung	Art
Bombus (LATR. 1802)	*Bombus* s. str.	*terrestris* (L. 1758)
	Bombus s. str.	*lucorum* (L. 1761)
	Pyrobombus (D.T. 1880)	*hypnorum* (L. 1758)
	Pyrobombus (D.T. 1880)	*pratorum* (L. 1761)
	Melanobombus (D.T. 1880)	*lapidarius* (L. 1758)
	Thoracobombus (D.T. 1880)	*humilis* (ILL. 1806)
	Thoracobombus (D.T. 1880)	*pascuorum* (SCOP. 1763)
	Thoracobombus (D.T. 1880)	*ruderarius* (MÜL. 1776)
	Thoracobombus (D.T. 1880)	*sylvarum* (L. 1761)
	Megabombus	*hortorum* (L. 1761)
Psithyrus (LEP. 1832)	*Psithyrus* s.str.	*rupestris* (FABR. 1793)
	Allopsithyrus (POP 1931)	*barbutellus* (K. 1802)
	Ashtonipsithyrus (FRISON 1927)	*vestalis* (FOUR. 1758)

Die prozentualen Anteile der in allen Transekten vorkommenden Hummelarten sind in Abb. 9, die Ähnlichkeitsindizes für die verschiedenen Transekte, inwieweit sie sich hinsichtlich des Vorkommens der Hummelarten voneinander unterscheiden, in Abb. 10 dargestellt.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

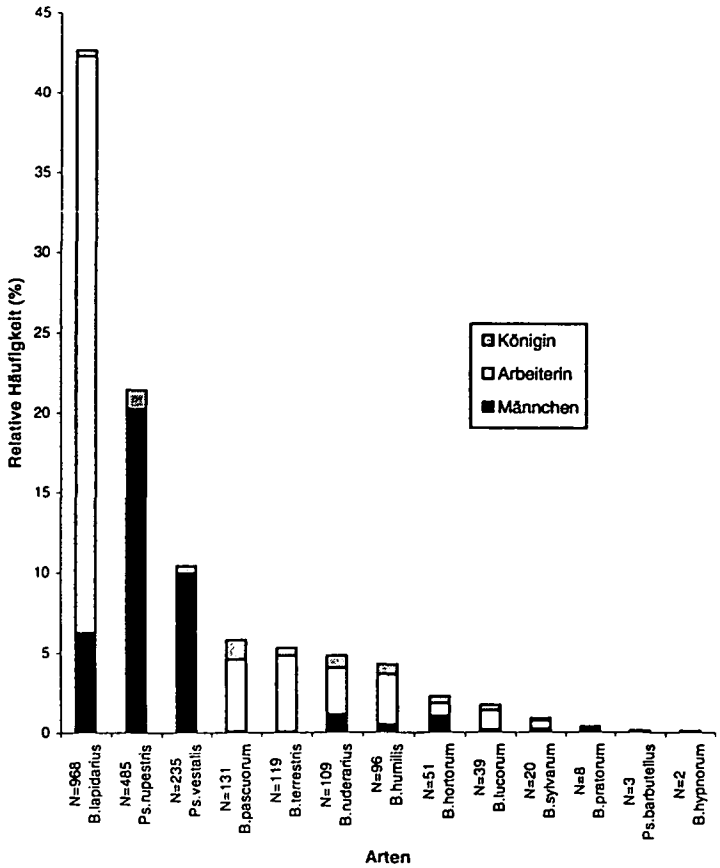

Abb. 9: Prozentuale Anteile der auf den Transekten am Eichkogel vorkommenden Hummelarten. N=Anzahl der beobachteten Individuen (Gesamtanzahl: 2267).

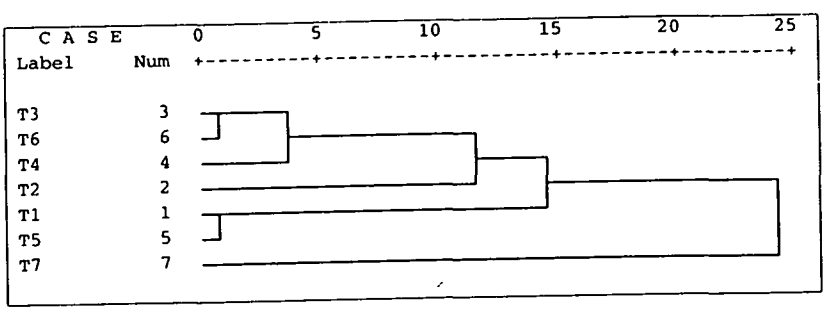

Abb. 10: Dendrogramm der Ähnlichkeit der Transekte in Bezug auf die jeweils vorkommenden Hummelarten.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 11: Eine Dunkle Erdhummel-Königin (*B. terrestris*) saugt Nektar an einer Blüte der Skabiosen-Flockenblume (*Centaurea scabiosa*). Foto: Farnberger.

Abb. 12: Eine Wiesenhummel-Arbeiterin (*B. pratorum*) an einer hängenden Blüte von der Schwarzen Nieswurz (*Helleborus niger*). Foto: Paulus.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 13: Eine Arbeiterin der Veränderlichen Hummel (*B. humilis*) saugt Nektar an einer Fabaceae. Foto: Farnberger.

Abb. 14: Ein Waldhummel-Männchen (*B. sylvarum*) beim Nektarsaugen an einer Blüte der Acker-Witwenblume (*Knautia arvensis*). Foto: Paulus.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Diskussion der faunistischen Ergebnisse

Insgesamt konnten im Untersuchungsgebiet 10 *Bombus*- und 3 *Psithyrus*-Arten nachgewiesen werden (Tab. 3). Aus der Untergattung *Melanobombus* ist *B. lapidarius* in ganz Europa von der Ebene bis in die höheren Lagen der Mittelgebirge weit verbreitet. Im gesamten Untersuchungsgebiet war *B. lapidarius* mit 968 beobachteten Individuen die bei weitem häufigste Art. Die ausgedehnten Trockenrasen bieten geeignete Nistplätze und stellen insgesamt einen idealen Lebensraum für diese Art dar.

Sehr häufig wurde am Eichkogel *P. rupestris* aus der Gattung *Psithyrus* erfaßt, dessen Hauptwirt *B. lapidarius* ist. Wie ihr Wirt ist diese Art regelmäßig zu beobachten und nicht gefährdet.

B. terrestris (Abb. 11) und *B. lucorum* aus der Untergattung *Bombus* s.str. sind am Eichkogel weit verbreitet und nicht gefährdet. In neuerer Zeit wurden durch RASMONT (1984) neben *B. terrestris* und *B. lucorum* zwei weitere sehr ähnliche Arten, nämlich *B. cryptarum* und *B. magnus* revalidiert. Über ihre Verbreitung in Österreich ist wenig bekannt. *B. cryptarum* scheint eine eher montane Art zu sein, die vor allem in Flachmoorlandschaften fliegt. *B. magnus* ist aus Österreich nicht sicher belegt. Beide Arten dürften am Eichkogel kaum vorkommen.

Die Kuckuckshummel *P. vestalis* scheint auf den ersten Blick häufiger zu sein als ihr Wirt. Doch der Eindruck täuscht, da diese Art sowohl bei *B. terrestris* als auch bei *B. lucorum* schmarotzt und daher in Relation zu beiden Wirten wesentlich häufiger sein darf. *P. vestalis* ist im allgemeinen in Europa nicht so häufig, dürfte aber aufgrund der weiten Verbreitung und Häufigkeit des Wirtes nicht gefährdet sein. Die bevorzugten Nektarquellen von *P. vestalis* Königinnen und Männchen sind Pflanzenarten aus der Familie der Asteraceae (*Centaurea scabiosa*, *Cirsium* sp.) und Dipsacaceae (*Knautia arvensis*). Das reichhaltige Blütenangebot dieser am Eichkogel sehr häufigen Nahrungspflanzen dürfte ein weiterer Grund für die hohen Abundanzen von *P. vestalis* sein.

Aus der Untergattung *Thoracobombus* war *B. pascuorum* die zweithäufigste *Bombus*-Art am Eichkogel. Die Acker-Hummel dominiert auch in vielen anderen Gebieten Mitteleuropas (RANTA, LUNDBERG & TERÄS 1981a). Als Ubiquist besiedelt *B. pascuorum* verschiedenste Lebensräume. Die Art hat eine sehr lange Flugzeit und ist oft noch bis in den November hinein zu beobachten. Interessanterweise konnte kein einziges Individuum von *P. campestris*, der Schmarotzerhummel von *B. pascuorum* nachgewiesen werden.

Durchaus häufig und am Eichkogel regelmäßig anzutreffen war *B. ruderarius* (Untergattung *Thoracobombus)*. Diese Art, die früher nicht selten war, ist heute durch den Verlust und die Beeinträchtigung ihrer wichstigten Nistplätze durch Flurbereinigung und intensive Landbewirtschaftung gefährdet (WESTRICH 1990). Der Eichkogel stellt mit seinen offenen, blütenreichen Landschaften und seiner Vielzahl

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

an Feldrainen und Böschungen zum Nisten einen geeigneten Lebensraum für diese seltene Art dar.

B. humilis (Abb. 13) aus der Untergattung *Thoracobombus* ist eher an warme Habitate gebunden (RESSL 1974). Im allgemeinen ist diese Art im Bestand rückläufig und als gefährdet eingestuft (WESTRICH 1990). Im Zuge der meist frühen Heuernte werden Jahr für Jahr zahlreiche Nester ausgemäht. Die für ihre ungestörte Entwicklung unbedingt notwendigen einschürigen bzw. ungemähten Wiesen, Trockenrasen und Feldraine am Eichkogel gewährleisten ein durchaus regelmäßiges und häufiges Vorkommen in allen untersuchten Transekten.

Aus der Untergattung *Megabombus* konnte *B. hortorum* am Eichkogel mit 51 beobachteten Individuen nachgewiesen werden. Vor allem in den Waldrand-Transekten und angrenzenden Wiesen trat die Gartenhummel häufig auf, was durchaus ihren Lebensraumansprüchen entspricht. Das Vorkommen ihrer Schmarotzerhummel *P. barbutellus* am Eichkogel ist belegt, allerdings wurden nur 3 Individuen beobachtet.

B. sylvarum (Abb. 14) aus der Untergattung *Thoracobombus* konnte am Eichkogel zwar noch regelmäßig, aber nicht allzuhäufig beobachtet werden. Das Vorkommen beschränkte sich auf die waldnahen Transekte.

Aus der Untergattung *Pyrobombus* waren *B. pratorum* (Abb. 12) mit 8 und *B. hypnorum* mit nur 2 beobachteten Individuen die seltensten Hummelarten am Eichkogel. Da *B. pratorum* eine der ersten Hummelarten ist, die im Frühjahr fliegt, wurden möglicherweise viel weniger Individuen erfaßt als tatsächlich vorhanden waren. Daß sowohl *B. pratorum* als auch *B. hypnorum* überwiegend lichte Wälder als Lebensräume bevorzugen und die Transekte hauptsächlich im offenen Gelände lagen, dürfte als eigentliche Erklärung für die geringen Abundanzen dienen. Interessanterweise fiel auch in einer Untersuchung von Hummelgemeinschaften im Alpenvorland (NEUMAYER 1992) *B. hypnorum* durch wenig festgestellte Blütenbesuche auf.

Die sieben Transekte, die sich sowohl hinsichtlich ihrer pflanzensoziologischen Zugehörigkeit (vgl. Tab. 2) als auch hinsichtlich des bereitgestellten Blütenangebotes unterscheiden, wurden in Bezug auf das Vorkommen der Hummelarten analysiert (Abb. 10). Auffällig ist, daß einander benachbarte Transekte keine Ähnlichkeit bezüglich der Hummelarten aufweisen; da aber die benachbarten Transekte einander pflanzenmäßig ähnlicher sind als nicht benachbarte, kann man daraus schließen, daß einer mehr oder weniger zufälligen Verteilung der Hummeln aufgrund der benachbarten Lage von Transekten bei dieser Untersuchung keine Bedeutung zukommt.

Ein wichtiger Faktor, der in die Überlegungen über Verfügbarkeit und Erreichbarkeit der Ressourcen unbedingt miteinbezogen werden muß, ist der Neststandort. Hummeln besitzen zwar einen großen, aber doch eingeschränkten Aktionsradius (1-2 km nach TERÄS 1976b; in wenig ressourcenreichem Gelände wie z. B. in Städten aber über 10 km) und müssen daher abschätzen, wie weit es sich zu fliegen lohnt. Die Ähnlichkeit zwischen Transekt 1 und 5 ist möglicherweise darauf zurückzuführen, daß in beiden Flächen Nester von *B. ruderarius* gefunden wurden. Das lokale Vor-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

kommen bestimmter Hummelarten ist demnach gekoppelt mit der Anwesenheit von Nistplätzen, die im Falle von *B. ruderarius* Böschungen entlang blütenreicher Landschaften darstellen. Die Ähnlichkeit bezüglich der vorkommenden Hummelarten zwischen dem Waldrand-Transekt 3 und dem Frischwiesen-Transekt 6 ist auf den ersten Blick nicht leicht zu erkennen. Beide Transekte fielen durch die hohen Abundanzen von *B. terrestris* und deren Kuckuckshummel *P. vestalis* auf. In beiden Flächen dominierten zu bestimmten Zeiten *Centaurea scabiosa* sowie *Knautia arvensis*. Diese Pflanzenarten aus der Familie der Asteraceae und Dipsacaceae gehören nach KUGLER (1970) dem Körbchentyp an (Tab. 1) und stellen aufgrund ihrer Morphologie einen Großteil des Nahrungspflanzenspektrums von den beiden kurzrüsseligen Hummelarten dar.

C. Blütenökologische Ergebnisse

Alle beobachteten *Bombus*-Arten unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Proboscislänge. (Tab. 4, Angaben aus RANTA, LAPPALAINEN & MIETTINEN 1984). Aufgrund dieser unterschiedlichen Rüssellängen zeigen Hummeln unterschiedliche Präferenzen in der Wahl von Nahrungspflanzen.

Tab. 4: Durchschnittliche Rüssellängen der 10 häufigsten *Bombus*-Arten am Eichkogel (Angabe in mm).

Bombus	Königin	Arbeiterin
terrestris	8,2	6,2-6,5
hypnorum	9,2	6,3
lucorum	9,3	6,3
pratorum	9,5	6,6
ruderarius	10,1	6,4
lapidarius	10,3	6,7
humilis	13	6,5
pascuorum	11	8,1
sylvarum	12	9,3
hortorum	14,5	9,9

Bezüglich der Selektivität des Blütenbesuches durch Hummeln spielt die Blüte selbst mit ihren morphologischen Merkmalen eine wichtige Rolle für die Ressourcenaufteilung (HEINRICH 1976, PYKE 1979, RANTA 1980, SOWIG 1988). Ein entscheidender Faktor der optischen Wirkung einer Blume auf Blütenbesucher ist ihre Form. KUGLER (1970) klassifiziert die entomophilen Blütenpflanzen in verschiedene Funktionstypen (siehe Tab. 1). Abb. 15 zeigt die Nahrungspflanzenspektren der 13 *Bombus*- und *Psithyrus*-Arten bezogen auf den Blumentyp; die Ähnlichkeitsindizes der Spektren sind in Abb. 16 dargestellt.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

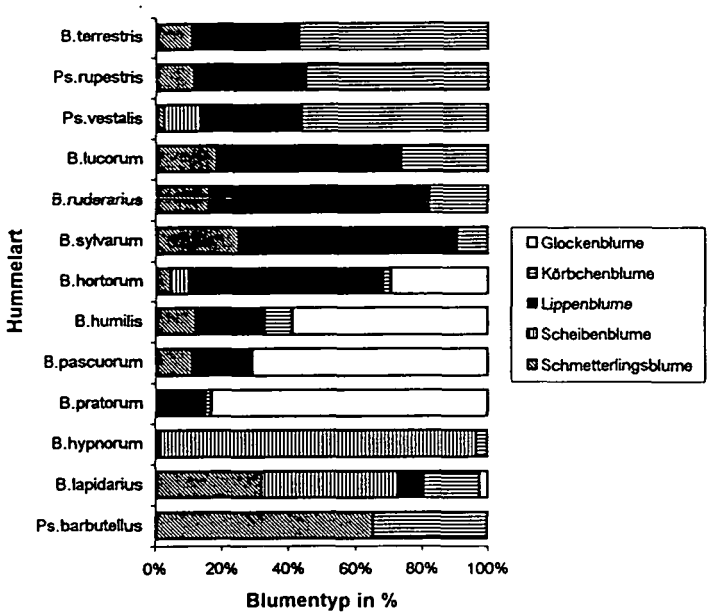

Abb. 15: Nutzung der Blumentypen (nach KUGLER 1970) durch verschiedene *Bombus*- und *Psithyrus*-Arten.

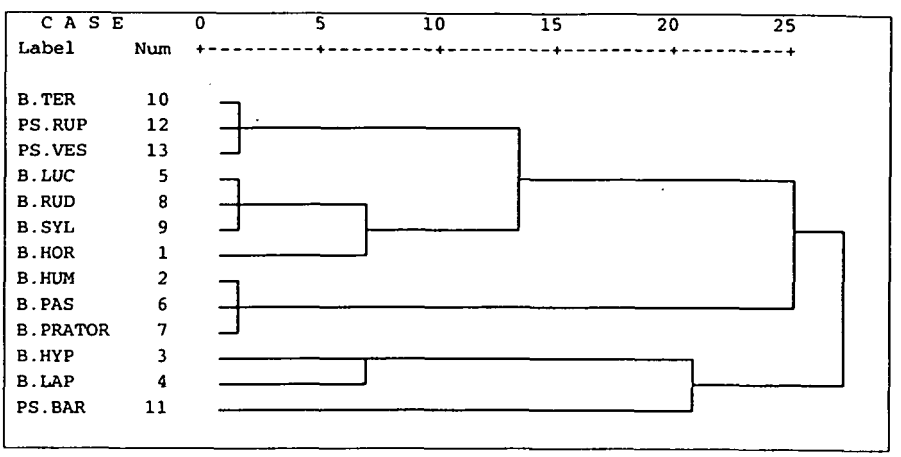

Abb. 16: Ähnlichkeitsindizes der Blumentypen hinsichtlich des Blütenbesuches durch die verschiedenen Hummel-Arten.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Am Beispiel einer ausgewählten Pflanzenart ist die zeitliche Abfolge des Blütenbesuches an *Centaurea scabiosa* für die 10 häufigsten *Bombus* und *Psithyrus*-Arten in Abb. 17 dargestellt.

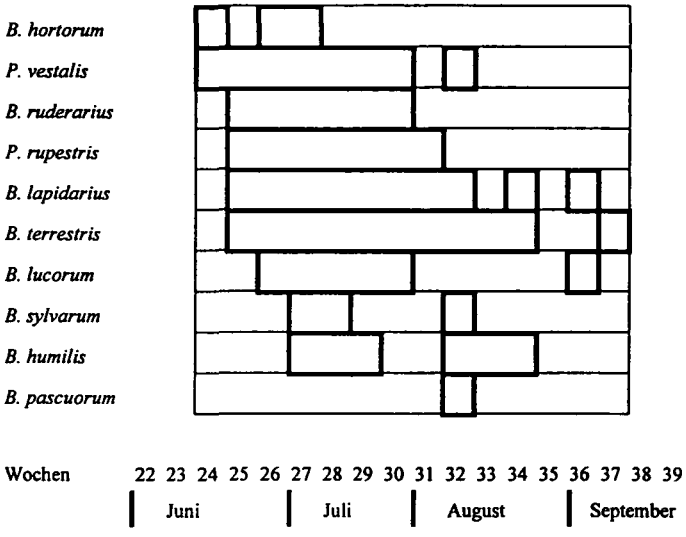

Abb. 17: Phänologie der Blütenbesuche der 10 häufigsten *Bombus* und *Psithyrus*-Arten an *Centaurea scabiosa*; die fett umrahmten Flächen stellen den Zeitraum dar, in dem Blütenbesuche erfolgten; die dünn umrahmten Flächen markieren die gesamte Blühdauer von *Centaurea scabiosa*.

Abb. 18 zeigt die Häufigkeitsverteilung aller Blütenbesuche der 13 *Bombus* und *Psithyrus*-Arten im Untersuchungsgebiet.

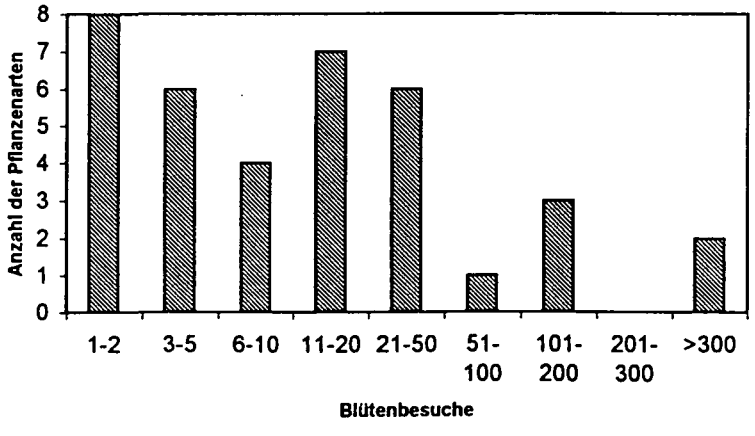

Abb. 18: Häufigkeitsverteilung aller beobachteten Blütenbesuche durch Hummeln im Untersuchungsgebiet.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Diskussion der blütenökologischen Ergebnisse

Hummeln besuchen Blüten dann, wenn die Ressourcen Nektar und /oder Pollen effizient ausgebeutet werden können und demnach der Netto-Energiegewinn der Hummel positiv ist. Für die Optimierung des Ausbeutens von Ressourcen spielen die Morphologie der Blüte einerseits sowie die Morphologie der Mundwerkzeuge und die Körpergröße der Hummel andererseits eine entscheidende Rolle (HARDER 1985, HEINRICH 1976b, PYKE 1978a). Die Rüssellängen mitteleuropäischer Hummeln liegen zwischen 5 mm bei kleinen *B. lucorum* Arbeiterinnen und über 20 mm bei *B. hortorum*-Königinnen (Tab. 4). Eine Reihe von Autoren beschäftigte sich mit der Frage, inwieweit sich die Kronröhrentiefe der genutzten Pflanzenart mit der Rüssellänge der Hummel deckt (HEINRICH 1976a, PYKE 1982, RANTA 1983b, TERÄS 1976b). Da aber nicht nur die Länge der Mundwerkzeuge und Corolla für den Blütenbesuch entscheidend ist, sondern auch die Art und Weise, wie Besucher eine Blüte anfliegen und Nektar und Pollen aufnehmen, ist es naheliegend, daß bestimmte bevorzugte Blumentypen besonders gut ausbeutbar sind (GILBERT 1981). Die verschiedenen Blumen-Funktionstypen (nach KUGLER 1970) wurden von den 10 *Bombus*- und 3 *Psithyrus*-Arten in unterschiedlichem Ausmaß genutzt. Mit beinahe 60 % nutzte *B. terrestris* am meisten Pflanzenarten, deren Blüten dem Körbchentyp angehören (Abb. 11). Die Infloreszenzen dieses Typs sind flach körbchenartig entwickelt (z. B. *Knautia arvensis* und *Scabiosa ochroleuca* aus der Familie der Dipsacaceae, *Centaurea scabiosa* aus der Familie der Asteraceae). Die Corollenlängen der Einzelblüten liegen zwischen 5-9 mm. *B. terrestris* besitzt sehr kurze Mundwerkzeuge und nutzt bevorzugt Blüten mit kurzer Corolla.

Ein ähnliches Nahrungspflanzenspektrum wie *B. terrestris* besitzt die ebenfalls kurzrüsselige Art *B. lucorum*. Auch in anderen Untersuchungen wurden bis jetzt noch keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Nahrungspflanzen und den Sammelstrategien dieser Arten gefunden (KRATOCHWIL & KOHL 1988).

Das genutzte Pflanzenspektrum von *B. ruderarius* ist dem von *B. sylvarum* sehr ähnlich, im Vergleich zu *B. terrestris* und *B. lucorum* jedoch zugunsten des Blumentyps Lippenblume verschoben. Die Mundwerkzeuge von *B. ruderarius* und *B. sylvarum* (Abb. 14) sind mittellang und gut geeignet, Lippenblumen auszubeuten: Der dorsiventrale Typ der Lippenblume ist vor allem in den Familien der Fabaceae *(Trifolium* sp.), der Lamiaceae (*Salvia* sp.) und der Scrophulariaceae (*Melampyrum arvense*) vertreten. Der Bestäuberkreis dieser Blüten ist groß und richtet sich im einzelnen Fall nach der Tiefe der Nektarbergung (KUGLER 1970).

Das Nahrungspflanzenspektrum von *B. hortorum*, der Art mit den längsten Mundwerkzeugen von allen Hummeln im Untersuchungsgebiet, fällt durch den hohen Anteil an Lippenblumen und einen ca. 25 % igen Anteil an Blüten des Glockenblumentyps auf.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Ähnlichkeitsgruppe *B. humilis*, *B. pascuorum* und *B. pratorum* (Abb. 12) zeichnet sich durch einen hohen Anteil an Blüten des Glockenblumentyps aus. Der Hauptvertreter dieses Typs war im Untersuchungsgebiet *Muscari tenuiflorum* aus der Familie der Hyazinthaceae.
B. humilis (Abb. 13) und *B. pascuorum* besitzen relativ lange Mundwerkzeuge und nutzen im Unterschied zur kurzrüsseligen Art *B. pratorum* zusätzlich noch Blüten des Schmetterlingsblumentyps. Meist sind die Blüten der Schmetterlingsblüter zu traubigen Infloreszenzen angeordnet (*Astragalus onobrychis*). Nach MORSE (1979) sammeln langrüsselige Hummeln schneller und effizienter an Blüten mit tiefen Corollen als kurzrüsselige Arten.
B. hypnorum ist durch die kurzen Mundwerkzeuge auf Blüten mit kurzen Corollen angewiesen. Mehr als 90 % der Blütenbesuche fallen daher auf den Typ Scheibenblume. Bei diesen Blüten wird der Nektar zum Teil offen abgeschieden oder ist mehr oder minder verborgen (*Allium flavum*). Der Bestäuberkreis von Scheiben- bzw. Schalenblumen besteht im allgemeinen überwiegend aus kurzrüsseligen Insekten, was u. a. damit zusammenhängt, daß langrüsselige Tiere bei der offenen Lage des Nektars und den Größenverhältnissen der Blüten nicht den nötigen Abstand zur Entfaltung ihres Rüssels finden.
B. lapidarius nutzte insgesamt 5 verschiedene Blumentypen und hatte somit das diverseste Ressourcenspektrum unter allen Hummelarten. Ein Großteil des Blütenbesuches entfiel auf Scheiben-und Schmetterlingsblumen. Die Hauptmenge der Schmetterlingsblumen im Untersuchungsgebiet bildete *Onobrychis viciifolia*. Die Blüten dieser Fabaceae sind zu dichten Trauben vereinigt; beim Blütenbesuch wird ein spezieller Klappmechanismus ausgelöst, um Pollen und Bestäuber in Berührung zu bringen. Ein ähnlicher Klappmechanismus findet sich bei *Astragalus onobrychis* und *Oxytropis pilosa*, die überwiegend von *B. lapidarius* besucht wurden.
Inwieweit die Nahrungsspektren der *Psithyrus*-Arten mit jenen der *Bombus*-Arten verglichen werden können, ist fraglich, da Kuckuckshummeln Blüten ausschließlich zur eigenen Nahrungsaufnahme nutzen. Interessanterweise stimmt das Ressourcenspektrum von *P. vestalis* mit dem seines Wirtes *B. terrestris* ziemlich überein. Anhand der geringen Anzahl an beobachteten Individuen von *P. barbutellus* dürfte das Ergebnis für das Nahrungspflanzenspektrum nicht aussagekräftig sein.

Hummeln jeder Art besuchen im Laufe einer Saison wegen der Langlebigkeit des Volkes vom beginnenden Frühjahr bis zum Herbst nacheinander die Blüten unterschiedlicher Pflanzenspezies (HEINRICH 1979). Die 37 Pflanzenarten der 7 Untersuchungsflächen wurden von den 13 *Bombus*- und *Psithyrus*-Arten in unterschiedlichem Ausmaß und zu unterschiedlichen Zeiten genutzt. Anhand des in Abb. 17 dargestellten Beispieles einer einzelnen Pflanzenart (*Centaurea scabiosa*) soll diskutiert werden, welch kompliziertes Muster bereits die Nutzung einer einzigen Pflanze von 37 vorhandenen Arten ergibt. *Centaurea scabiosa* aus der Familie der

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Asteraceae blühte in allen Transekten und wurde von jeder der 13 *Bombus*- und *Psithyrus*-Arten besucht. Die Pflanze blühte im Untersuchungsgebiet von Woche 24-38 und hatte ein Blühmaximum von Woche 25-30 (Abb. 3). Blütenbesuche durch Hummeln waren während der gesamten Blühdauer der Pflanze zu beobachten, erfolgten aber für jede Art gestaffelt und dauerten jeweils unterschiedlich lang. Den längsten Nutzungszeitraum für *Centaurea scabiosa* hatte *B. terrestris* mit 10 aufeinanderfolgenden Wochen (Anfang Juni-Anfang August), gefolgt von *B. lapidarius* mit 8 Wochen. Am kürzesten wurde die Pflanze von *B. pascuorum* mit nur einer Woche genutzt. Hummelarten unterscheiden sich demnach auch hinsichtlich der Kontinuität des Besuches von Ressourcen. Während *B. terrestris* 10 Wochen hindurch Blüten von *Centaurea scabiosa* besuchte, wichen *B. sylvarum* und *B. humilis* zwischendurch auf andere Pflanzen aus, um nach 2-3 Wochen wiederum zurückzukehren. Die Variation des Blütenangebotes in Menge und Zeit beeinflußt demnach die Zusammensetzung der Hummelgemeinschaft. Je nach der Größe des von Hummelarten genutzten Pflanzenartenspektrums (Nahrungsnischenbreite) reagieren die einzelnen Arten auch sehr unterschiedlich auf die sich jahreszeitlich ändernden Dominanzstrukturen im Blütenangebot.

Die Frage, ob sich bezüglich des Blütenbesuches Generalisten und Spezialisten unterscheiden lassen, ist nicht leicht zu beantworten. Nach LAVERTY & PLOWRIGHT (1988) und STRICKLER (1979) sind bei Spezialisten im Laufe der Evolution Verhaltensanpassungen herausgebildet worden, mit Hilfe derer bevorzugte Ressourcen effizienter als bei Generalisten ausgebeutet werden können. Während Spezialisten einen schmalen Ausschnitt aus dem Ressourcenspektrum aufgrund ihrer Verhaltens-Prädispositionen mit hoher Effizienz nutzen, müssen Generalisten durch Versuch und Irrtum erst lernen, wie die Nahrung am besten genutzt werden kann. Generalisten nutzen daher einen großen Ausschnitt aus dem Ressourcenspektrum, sind aber ineffizienter und brauchen mehr Zeit zur Ausbeutung.
Von den insgesamt 57 in den Transekten erfaßten Blütenpflanzen (Tab. 1) wurden 37 Pflanzenarten von Hummeln genutzt. Aus der in Abb. 18 dargestellten Häufigkeitsverteilung aller Blütenbesuche durch Hummeln ist ersichtlich, daß 8 Pflanzenarten nur ein-bis zweimal von Hummeln besucht wurden. 6 Pflanzenarten erhielten 3-5 Blütenbesuche, nur 4 Pflanzenarten hingegen 6-10 Besuche. Nur eine Art, nämlich *Astragalus asper* wurde zwischen 51-100 mal von Hummeln besucht. Mit 796 Blütenbesuchen wurde *Centaurea scabiosa* aus der Familie der Asteraceae weitaus am meisten genutzt. 440 Blütenbesuche fielen auf *Onobrychis viciifolia* aus der Familie der Fabaceae. Die am dritthäufigsten genutzte Pflanzenart war *Stachys recta* aus der Familie der Fabaceae. Die 161 Blütenbesuche erfolgten zum Großteil durch *B. lapidarius* und *B. ruderarius*.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Diskussion

Unterschiedliche Ressourcennutzung ist eine Möglichkeit, wie ökologische Sonderung eintreten kann: Arten bewohnen den gleichen Biotop, nutzen aber unterschiedliche Ressourcen (BEGON, HARPER & TOWNSEND 1991). Räumliche Trennung von Ressourcen kann sich in der Differenzierung von Habitaten zwischen ökologisch ähnlichen Arten ausdrücken. Ressourcendifferenzierung kann aber auch über die Zeit erfolgen, indem die Ressourcen zu unterschiedlichen Tages- und Jahreszeiten zur Verfügung stehen. Vor allem in Amerika (BOWERS 1985; HEINRICH 1976, 1979; INOUYE 1978; MOLDENKE 1979; PYKE 1982) und Skandinavien (LØKEN 1973; LUNDBERG 1980; RANTA & VEPSÄLAINEN 1980; TERÄS 1976, 1985a) wurde viel über die Ressourcenaufteilung der Hummeln und die Strukturierung und Zusammensetzung von Hummelzönosen gearbeitet. In Mitteleuropa gibt es relativ wenige Untersuchungen auf synökologischer Ebene (KRATOCHWIL 1983, 1984, 1989; SOWIG 1988; NEUMAYER 1992). Zusammenfassend kann über die Ergebnisse der oben genannten Autoren gesagt werden, daß Hummelzönosen von kurzrüsseligen Arten dominiert werden, während nur wenige Arten langrüsselig sind; eine genaue Übereinstimmung zwischen Proboscislänge und Kronröhrentiefe der besuchten Blüte war nicht eindeutig zu erkennen. Dies lag aber vor allem daran, daß für die Betrachtung stets nur die Mittelwerte der Rüssellängen einer bestimmten Hummelart eingesetzt wurden. Bekanntermaßen zeigen aber fast alle Hummelarbeiterinnen eine beachtliche intraspezifische Größenvariabilität auf, mit der eine entsprechende Rüssellängenvarianz einhergeht. Hier könnte eine genauere Analyse unter Berücksichtigung dieser innerartlichen Rüssellängenvarianz das Bild der Nutzungsmuster besser beleuchten.

Theorien über Ressourcenaufteilung bei Hummeln

Eine Reihe von Theorien wurden entwickelt, um die Frage zu beantworten, wie mehrere Hummelarten die Blütenressourcen untereinander effektiv aufteilen können:

(1) Optimal foraging - Theorie

Im Sinne der „optimal foraging theory" ist Ressourcenaufteilung als Ergebnis der Bemühung jedes Tieres zu sehen, die optimale Energiemenge pro Zeiteinheit aufzunehmen (BEGON, HARPER & TOWNSEND 1991). Als Vertreter dieser Theorie streichen einige amerikanische Autoren (HEINRICH 1976, MAC ARTHUR 1972, PYKE 1979) die Rolle von optimalen Anpassungen als wichtigen Faktor für die Ressourcenaufteilung hervor. Hummelarbeiterinnen entwickeln bei der Ressourcennutzung spezifische Verhaltensmuster, um die Fitneß ihres Volkes zu erhöhen und dadurch mehr reproduktive Individuen (Männchen und Königinnen) zu erzeugen. Optimierungsmodelle wurden auf folgende Verhaltensmuster im Sinne der Ressourcennutzung angewendet (PYKE, PULLIAM & CHARNOV 1977):

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

a) Auswahl der Ressource (optimal diet)
b) Auswahl des Nahrungsplatzes (optimal patch choice)
c) Optimale Entfernung zwischen den Nahrungsplätzen
d) Optimale Muster und Geschwindigkeit des Hin-und Herpendelns zwischen den Ressourcen

Nach HEINRICH (1976b) und PYKE (1978a) spezialisieren sich Hummeln auf die Nutzung bestimmter Pflanzenarten und maximieren durch die Selektivität des Blütenbesuches sowohl die eigene als auch die auf die Kolonie bezogene Effektivität der Ressourcenausbeutung. Als morphologisches, für die Blütennutzung relevantes Merkmal spielt neben der Körpergröße die Proboscislänge der Hummel im Zusammenhang mit der Corollenlänge der genutzten Pflanze eine entscheidende Rolle (BARROW & PICKARD 1984, BRIAN 1954, HARDER 1985, HEINRICH 1976, INOUYE 1980, RANTA 1985). Wenig berücksichtigt wurde dabei im Übrigen die Kopfform.

(2) Spatio-temporal heterogeneity-Theorie

RANTA & VEPSÄLAINEN (1981) vertreten die Theorie, daß es in einer Umwelt mit unvorhersehbaren Änderungen der Ressourcen („spatio-temporal heterogeneity") höchstens zu schwacher Konkurrenz zwischen koexistierenden Arten kommen kann. Das Ressourcenangebot variiert zeitlich, da es jahreszeitlichen Veränderungen unterliegt; es ändert sich aber auch räumlich in Bezug auf den Neststandort der Hummeln, der während des gesamten Nestzyklus unverändert bleibt. Daher hat eine nestgründende Königin im Frühjahr keine Möglichkeit, die räumliche Aufteilung und das zeitliche Auftreten von Futterpflanzen in der Umgebung ihres Nestes vorherzusehen. Allerdings ist kaum etwas darüber bekannt, nach welchen Kriterien Hummelköniginnen Nistplätze auswählen (FUSSELL & CORBET 1992). Theoretisch könnte dies nach Habitatselektionsmechanismen erfolgen, die hinreichend mit zu erwartenden Blütenangebotssituationen korelliert sind.

(3) Core and satellite Theorie

Unter den Autoren, die Konkurrenz als wichtigen Faktor für die Koexistenz mehrerer Arten hervorstreichen, vertritt HANSKI (1982) in seiner Theorie die Meinung, daß es in Hummelzönosen zwei Gruppen von Arten gibt: Kern-Arten („core species"), die hohe Abundanzen aufweisen und in den meisten Hummelgemeinschaften dominieren und Rand-Arten („satellite species"), auf die die gegenteiligen Attribute zutreffen. Die „core and satellite"- Hypothese sagt voraus, daß interspezifische Konkurrenz die Wahrscheinlichkeit für eine Art erhöht, eine „satellite"-Art zu werden.

(4) „Majoring" und „minoring"

HEINRICH (1976b, 1979a) führt die Überlegungen der „optimal foraging theory" durch die Annahme einer weiteren Strategie des Ausbeutens von Ressourcen fort:

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Blüten verschiedener Pflanzen unterscheiden sich bezüglich der für Hummeln relevanten Ressourcen Nektar und /oder Pollen sowohl hinsichtlich deren Verfügbarkeit als auch Menge. Während Honigbienen über ein hochentwickeltes Kommunikationssystem verfügen und Informationen über den Standort einer attraktiven Nahrungsquelle an Stockgenossen weitergeben können, müssen Hummeln als Individualsammlerinnen über Versuch und Irrtum bei ihrem ersten Sammelflug herausfinden, an welcher Pflanzenart sie am effektivsten Nektar und/oder Pollen sammeln können. Das Ergebnis dieses Lernprozesses ist, daß jedes Individuum eine Pflanzenart favorisiert, aber daneben auch noch einige weitere Arten besucht. Neben Hauptnahrungspflanzen („major-Pflanzen") mit den lohnendsten Ressourcen finden sich auch solche Pflanzen im Nahrungsspektrum, die nur wenig Nektar und/oder Pollen anbieten („minor"-Pflanzen) bzw. von den Hummelindividuen mit geringerem Erfolg ausbeutbar sind. Die Pflanzenart, die die ergiebigste Nektarquelle darstellt, ist für gewöhnlich auch die am meisten genutzte Art. Würden aber alle Besucher nur diese Ressource ausbeuten, läge die tatsächliche Belohnung der Pflanze weit unter der potentiell möglichen Belohnung. Hummeln reagieren daher letztendlich auf die aktuellen und nicht auf die potentiell möglichen Ressourcen.

Mögliche Mechanismen der Ressorcenaufteilung

Verschiedenste Mechanismen sind für die Ressourcenaufteilung des Blütenangebotes zwischen koexistierenden Hummelarten denkbar und konnten zum Teil nachgewiesen werden.

(1) Zeitliche Ressourcenaufteilung: Unterschiedliche Phänologien der Hummel-Arten, zeitliche Staffelung der maximalen Individuendichten.

Neben den unterschiedlichen Phänologien der verschiedenen Hummel-Arten erscheinen auch innerhalb der einzelnen Arten, bedingt durch den arteigenen Generationszyklus, Königinnen, Arbeiterinnen und Männchen gestaffelt. Durch die Staffelung des Auftretens der Arten und durch die gestaffelten maximalen Individuendichten kommt es automatisch zu einer Ressourcenaufteilung (SOWIG 1988, 1991). Hinzu kommt, daß innerhalb eines Nestes zunächst kleine Individuen mit kürzeren Rüsseln auftreten und erst im Laufe der weiteren Volksentwicklung der Anteil größerer Arbeiterinnen zunimmt. Diese innerartliche Variabilität der Rüssellängen könnte natürlich dazu genutzt werden, ein breiteres Resourcenspektrum nutzen zu können als wenn alle Individuen gleich groß wären (PAULUS 1988). Letztlich bewirken die unterschiedlichen Phänologien und die zeitliche Staffelung der Aktivitätsmaxima der einzelnen Hummelarten, daß das Blütenangebot über den ganzen Zeitraum hinweg in unterschiedlichem Ausmaß genutzt wird. Manche Hummel-Arten besitzen einen relativ kurzen Nestzyklus (*B. ruderarius*) und nutzen daher einen kleineren Ausschnitt aus dem gesamten Ressourcenspektrum als Arten mit einem langen Generationszyklus (*B. lapidarius*, *B. pascuorum*).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

(2) Räumliche Ressourcenaufteilung: Unterschiedliche Nistplatzansprüche und Habitatpräferenzen verschiedener Arten.

Nach SOWIG (1991) wird auf der räumlichen Ebene einer Landschaft die Gemeinschaftsstruktur von der Verteilung der Hummelnester bestimmt. Die Häufigkeiten aller in einem bestimmten Bereich der Landschaft zu erwartenden Hummelarten hängen daher von der Lage der Nester ab.

Unterschiedliche Habitatpräferenzen der einzelnen Hummel-Arten konnten nicht eindeutig nachgewiesen werden, da über den gesamten Beobachtungszeitraum hinweg das Vorkommen fast aller Arten in fast allen Transekten beobachtet wurde. Unterschiede bestehen jedoch in den relativen Anteilen der einzelnen Arten an der Hummelzönose. So waren im Sinne der „core-satellite hypothesis" in allen Transekten *B. lapidarius* und *B. pascuorum* die Kernarten, die sich generalistisch verhielten und die größte Anzahl an verschiedenen Pflanzenarten nutzten. Die Unterschiede in den Hummelgemeinschaften der verschiedenen Transekte liegen vielmehr in der Zusammensetzung des „satellite"-Artenkomplexes. Meist wurden nur wenige Individuen dieser nicht so häufigen Arten beobachtet, die auch nur einen begrenzten Ausschnitt aus dem Ressourcenspektrum nutzten (z. B. *B. hypnorum*, *B. humilis*, *B. sylvarum*). Für eine Art, nämlich *B. ruderarius* konnten Habitatpräferenzen nachgewiesen werden, da die hohen Abundanzen in Transekt 1 und 4 durch Nestfunde bestätigt wurden. In beiden Transekten befanden sich die Nester in Böschungen, die die ungemähten Halbtrockenrasen begrenzten.

(3) Ressourcenaufteilung durch verschiedene koevolutive Anpassungen im System Blüte-Hummel (PAULUS 1988): Mögliche Faktoren sind Blütenmorphologie (KUGLER 1970), Blumenfarbe (DUKAS & WASER 1993, LUNAU 1991), Blühdauer sowie Größe der Pflanzenbestände (SOWIG, 1989, 1991).

Die Rolle der Blütenmorphologie konnte als wesentlicher Faktor für die Ressourcenaufteilung nachgewiesen werden. Im allgemeinen zeichneten sich die von Hummel-Arten mit langem Proboscis bevorzugten Pflanzenarten durch bilaterale Symmetrie (Lippenblumen, Schmetterlingsblumen nach KUGLER 1970) und lange Blühzeiten aus. Kurzrüsselige *Bombus*-Arten wurden vor allem an Pflanzen mit kürzeren Corollen beobachtet, die dem Körbchentyp angehörten und die über kürzere Zeiträume hinweg blühten. PEKKARINIEN (1984) führt einige Gründe an, warum eine strenge Korrelation zwischen Corolla- und Proboscislänge nicht unbedingt vorhanden sein muß: Zum einen können auch andere Körpermaße, wie z. B. die Kopfbreite, das Eindringen in enge Blüten ermöglichen. Zum anderen können kurzrüsselige Hummelarten durch primären und/oder sekundären Nektarraub ihr Ressourcenspektrum vergrößern. Da in keinem der sieben Transekte Nektarraub direkt beobachtet wurde und auch keine aufgebissenen Blüten vorgefunden wurden, dürfte diese Art der Ressourcennutzung keine wesentliche Rolle für die vorliegende Untersuchung spielen. Möglicherweise wurde aber die intraspezifische Variabilität der Rüssellängen viel zu wenig beachtet. Im allgemeinen wurden nämlich zur Berechnung der Korrelation Rüssellänge/ Corollatiefe lediglich die Mittelwerte einer betreffenden *Bombus*-Art eingesetzt (PAULUS 1988).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Weiters ist nach PEKKARRINIEN (1984) Pollensammeln auch unabhängig von der Rüssellänge möglich. Da im Zuge der Freilanduntersuchungen Nektar- und Pollensammelverhalten nicht eindeutig unterschieden werden konnte, wird auf diese Frage nicht näher eingegangen.

In einem Biotop sind nach SOWIG (1991) verschiedene Pflanzenarten zu Blütenfeldern (patches) angeordnet. Auf dieser räumlichen Ebene fliegen aus dem Artenspektrum aller in dieser Landschaft vorkommenden Hummel-Arten diejenigen besonders häufig, die hier am effizientesten sammeln können. Schließlich wird das Artenspektrum auf der Ebene eines Blütenfeldes noch weiter eingeengt, da die Morphologie der Blüte sowie der Nektargehalt bestimmen, wie lange die Hummel im Blütenfeld sammelt. In der vorliegenden Untersuchung unterschieden sich vor allem die Frischwiesen-Transekte (Transekt 6 und 7) von den Trockenrasen (Transekt 1-5) hinsichtlich der Größe der Blütenfelder. In den anthropogen beeinflußten Mähwiesen fanden sich sehr große, zusammenhängende Blütenfelder, die sich aus nur wenigen Pflanzenarten zusammensetzten. Die Trockenrasen-Transekte wiesen hingegen fleckenhaft verteilte Blütenfelder mit einer höheren Diversität an Blütenpflanzen, die ständigen Änderungen unterworfen waren, auf. Im wesentlichen stimmen die Ergebnisse dieser Untersuchung mit jenen von SOWIG (1989) darin überein, daß kurzrüsselige Hummel-Arten (*B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. lapidarius)* vor allem in großen Blütenfeldern dominieren, während mittel-und langrüsselige Arten (*B. hortorum*, *B. pascuorum*) kleinere, geklumpte Blütenfelder bevorzugen.

(4) Ressourcenerweiterung durch Ausnutzung der intraspezifischen Größenvariabilität im Laufe des Jahres (SOWIG 1991):

Die für den Blütenbesuch entscheidende Rüssellänge ist eng mit der Körpergröße korreliert (MORSE 1978, PYKE 1981). Phänotypische Größenvariabilität und die damit verbundene Rüssellängenvariabilität ist eine Möglichkeit, sich kurzfristig auf eine neue Konkurrenzsituation einzustellen (SOWIG 1988, PAULUS 1988). Hummelvölker starten nach der Nestgründung zunächst mit kleinen, später mit immer größeren Individuen. Durch den artspezifischen unterschiedlichen Nestgründungsbeginn im Frühjahr führt dies zumindest statistisch dazu, daß gleiche Größenklassen der verschiedenen syntopen Arten kaum zusammen gleichzeitig um Blüten konkurrieren. Nach Erreichen der maximalen Volkstärke kann nur das interkoloniale Größenspektrum zur Nutzung von Blüten mit unterschiedlichen Corollatiefen eingesetzt werden (PAULUS 1988). Da es im Zuge von Feldstudien nicht möglich ist, die Größenvariabilität von den einzelnen Individuen ohne Fangen abzumessen, wurde dieser Mechanismus zur Ressourcenaufteilung in dieser Arbeit nicht näher untersucht.

(5) Ressourcenaufteilung durch aktuelle Konkurrenz:

Die Rolle der Konkurrenz kann nur in Langzeituntersuchungen oder in experimentellen Ansätzen (ZIMMERMANN & PLOWRIGHT 1982) nachgewiesen werden und wird hier aufgrund der unzureichenden Datenmengen nicht diskutiert.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

(6) Ressourcenaufteilung aufgrund von unvorhersehbaren Änderungen des Blütenangebotes, wodurch Konkurrenz vermieden bzw. verringert wird: Unterschiedliche Bereitstellung des Blütenangebotes sowie dessen jahreszeitliche Staffelung.

Die Dynamik der Ressourcen variierte in den einzelnen Transekten. Die unterschiedlichen Phänologien der Hummel-Pflanzenarten, deren zeitlich gestaffelte Abfolge der Blühmaxima sowie die unterschiedliche Nutzung durch die verschiedenen *Bombus*-Arten spiegeln deutlich die Rolle der Änderungen des Ressourcenangebotes für die Ressourcenaufteilung wider. Das unterschiedliche Reagieren der einzelnen Hummelarten auf das wechselnde Blütenangebot kann dazu führen, daß eine Art der anderen unter verschiedenen Umweltbedingungen plötzlich überlegen ist. Die Frage, inwieweit dies zu einer Entspannung von möglichen Konkurrenzsituationen führt, kann wiederum nur im Zuge von Langzeituntersuchungen durch einen Vergleich zwischen Daten mehrerer Jahre beantwortet werden.

(7) Ressourcenaufteilung durch Nutzung unterschiedlicher Pflanzengesellschaften:

In einem biozönologischen Ansatz unterstreicht KRATOCHWIL (1987) die Rolle von Pflanzengesellschaften als Träger einzelner, zum Teil recht spezifischer Requisiten und Strukturen, aufgrund derer Präferenzen für bestimmte Pflanzengesellschaften durch verschiedenen Hummelarten denkbar sind. Kratochwil hebt besonders die Rolle von solchen Pflanzengesellschaften hervor, in denen der Blühaspekt gerade von einer dominanten Pflanzenart beherrscht wird, welche die Hummeln nutzen können. Auch in der vorliegenden Untersuchung konnte gezeigt werden, daß in den verschiedenen Pflanzengesellschaften nie beliebig viele Pflanzenarten in hoher Blumendichte nebeneinander blühten, sondern zumeist nur eine Art den Blühaspekt als „Blumenwelle" bestimmte. In allen untersuchten Transekten war die Anzahl der Hummelarten an jenen Pflanzenarten jeweils am höchsten, die zu einem bestimmten Zeitpunkt den Blühaspekt bestimmten. Bei blühdominanten Arten dürfte sich Blumenstetigkeit als Sammelstrategie lohnen, da die Infloreszenzen in hoher Dichte stehen und somit zwischen den einzelnen Nahrungsquellen keine langen Flugstrecken liegen.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden Hummelzönosen in verschiedenen Teilbiotopen eines pannonisch beeinflußten Vegetationskomplexes in Zusammenhang mit den von ihnen genutzten Blumengesellschaften dokumentiert. Insbesondere wurde der Frage nachgegangen, wie Hummelgemeinschaften ein bestehendes Blütenangebot unter Berücksichtigung der jeweiligen phänologischen Verschiebungen nutzen. Letztendlich sollten Kausalitäten für die Dynamik der Veränderungen innerhalb der Blütenbesuchergemeinschaft gefunden werden. Mittels einer Transektmethode (Linientaxierung) wurden im Zeitraum Mai bis September sieben Transekte unterschiedlicher pflanzensoziologischer Zusammensetzung in regelmäßigen Abständen untersucht. Erfaßt wurden das Blütenangebot und die Blütenbesucher (Hummeln). Insgesamt konnten 10 *Bombus*-Arten und 3 *Psithyrus*-Arten nachgewiesen werden. Das vorhandene Blütenengebot umfaßte 57 Blüten-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

pflanzen, von denen 30 Arten von Hummeln besucht wurden. Folgende Mechanismen der Ressourcenaufteilung waren im Untersuchungsgebiet wirksam:

Unterschiede in den Phänologien und unterschiedliche zeitliche Staffelungen der maximalen Individuendichten der einzelnen Hummelarten.

Unterschiedliche Nistplatzansprüche der verschiedenen Arten.

Unterschiede in der Morphologie der Blüte sowie in der Blühdauer und Größe der Pflanzenbestände.

Unterschiedliche Bereitstellung des Blütenangebotes durch die jahreszeitliche Staffelung der Blütenwellen.

Literatur

BARROW D.A. & R.S. PICKARD (1984): Size related selection of food plants by bumblebees. — Ecol. Entom. **9**: 369-373.

BEGON M., HARPER J. L. & C.R. TOWNSEND (1991): Ökologie. — Birkhäuser, Basel: 1024 pp.

BOWERS M.A. (1985): Experimental analyses of competition between two species of bumblebees (Hymenoptera, Apidae). — Oecologia **67**: 224-230.

BRIAN A.D. (1954): The foraging of bumble bees I. Foraging behavior. — Bee World **35**: 61-67.

DUKAS R. & N.M. WASER (1994): Categorization of food types enhances foraging performance of bumblebees. — Anim. Behav. **48**: 1001-1006.

EBNER R. (1951): Kritisches Verzeichnis der orthopteroiden Insekten von Österreich. — Verh. Zool.- Bot. Ges. Wien **92**: 143-165.

EBNER R. (1953): Catalogus Faunae Austriae **13a**: 18 pp.

FARNBERGER C. (1996): Hummelgemeinschaften und Blumengesellschaften am Eichkogel in Niederösterreich. — Dipl.- Arbeit, Univ. Wien, 90 pp.

FRANZ H. (1982): Die Hymenopteren des Nordostalpengebietes und seines Vorlandes. — I. Teil. Denkschr. Österr. Akad. Wiss. **124**: 1-370.

FUSSELL M. & S.A. CORBET (1992): The nesting place of some British bumble bees. — J. Apicult. Res. **31** (1): 32-41

GILBERT F. S. (1980): Flower visiting by hoverflies (Syrphidae). — J. Biol. Educ. **14**: 70-74.

HANSKI I. (1982): Communities of bumblebees: testing the core-satellite species hypothesis. — Ann. Zool. Fennici **19**: 65-73.

HARDER L.D. (1985): Morphology as predictor of flower choice by bumblebees. — Ecology **66**: 198-210.

HEINRICH B. (1976a): The foraging specializations of individual bumblebees. —Ecol. Monogr. **46**: 105-128.

HEINRICH B. (1976b): Bumblebee foraging and the economics of sociality. —Amer. Scientist **64**: 384-395.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

HEINRICH B. (1976): Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. — Ecology **57**: 874-889.

HEINRICH B. (1979): Bumblebee economics. — Harvard Univ. Press, Cambridge: 246 pp.

HEINRICH B. (1979): Resouce Heterogeneity and Patterns of Movement in Foraging Bumblebees. — Oecologia **40**: 235-245.

HEINRICH B. (1979a): "Majoring" and "minoring" by foraging bumblebees, *Bombus vagans*. An experimental analysis. — Ecology **60**: 245-255.

HOLZNER W. & al. (1986): Österreichischer Trockenrasenkatalog. — Grüne Reihe Bundesministerium Gesundheit und Umweltschutz **6**: 135-136.

INOUYE D.W. (1978): Resource partitioning in bumblebees: experimental studies on foraging behaviour. — Ecology **59**: 672-678.

INOUYE D.W. (1980): The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. — Oecologia **45**: 197-201.

KASY F. (1959): Weitere in faunistischer Hinsicht bemerkenswerte Lepidopterenfunde aus Niederösterreich. — Z. Arb. gem. öst. Entom. **11**: 61-64.

KASY F. (1961): Bemerkenswerte wärmeliebende Schmetterlingsarten in schon bestehenden und projektierten Naturschutzgebieten im östlichen Österreich. —Verh. XI. Int. Kongr. Entom. Wien **1960** (1): 519-525.

KRATOCHWIL A. (1983): Blumen-Insekten-Gemeinschaften eines nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl: Aspekte der Co-Phänologie, der Biogeographie und der Co-Evolution - ein Beitrag zur Blütenökologie auf pflanzensoziologischer Grundlage. — Diss., Univ. Freiburg.

KRATOCHWIL A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: biozönologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). — Phytocoenologia **11**: 455-669.

KRATOCHWIL A. (1987): Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster - Methoden, Probleme und Beispiele biozönologischer Forschung. — Tuexenia N.S. **7**: 13-51, Göttingen.

KRATOCHWIL A. (1989): Community structure of flower-visiting insects in different grassland types in Southwestern Germany. — Spixiana **12**: 289-302.

KUGLER H. (1970): Einführung in die Blütenökologie. — 2. Aufl., Stuttgart: 345 pp.

LAVERTY T. M. & R.C. PLOWRIGHT (1988): Flower handling by bumblebees: a comparison of specialists and generalists. — Anim. Behav. **36**: 733-740.

LØKEN A. (1973): Studies on Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae). — Norsk. Entomol. Tidsskr. **20**: 1-218.

LUNAU K. (1991): Innate Flower Recognition in Bumblebees (*Bombus terrestris*, *Bombus lucorum*; Apidae). Optical Signals from Stamens as Landing Reaction Releasers. — Ethology **88**: 203-214.

LUNDBERG H. (1980): Effects of weather on foraging-flights of bumblebees (Hymenoptera, Apidae) in a subalpine/alpine area. — Holarctic Ecol. **3**: 104-110.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

MAC ARTHUR R.H. (1972): Geographical Ecology. — Harper and Row, New York.

MOLDENKE A.R. (1979): Pollination ecology within the Sierra Nevada. —Phytologia **42**: 223-282.

MORSE D.H. (1978): Size-related foraging differences of bumble bee workers.— Ecol. Entomol. **3**: 189-192.

MORSE D.H. (1979): Foraging rate, foraging position, and worker size in bumble bee workers. — Proc. 4th Int. Symp. Pollination **1**: 447-452.

MÜHLENBERG M. (1993): Freilandökologie. — Quelle & Meyer, Heidelberg: 511pp.

NEUMAYER J. (1992): Mechanismen der Ressourcenaufteilung in einer Hummelgemeinschaft (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) des Alpenvorlandes (Österreich, Salzburg). — Dipl.- Arbeit, Univ. Salzburg.

PAULUS H.F. (1988): Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäuber Systemen. Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenevolution. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. **81**: 25-46.

PEKKARINIEN A. (1984): Resource partitioning and coexistence in bumblebees (Hymenoptera, Bombinae). — Ann. Entomol. Fennici **50**: 97-107.

PITTIONI B. & R. SCHMIDT (1942): Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. 1. Apidae, Podaliriidae, Xylocopidae und Ceratinidae. — Niederdonau / Natur u. Kultur **19**: 1-69, 7 Taf.

PITTIONI B. & R. SCHMIDT (1943): Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. 2. Andrenidae und isoliert stehende Gattungen. — Niederdonau / Natur u. Kultur **24**: 1-83, 20 Verbr.-Karten.

PYKE G.H. (1978a): Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. — Theor. Popul. Biol. **13**: 72-98.

PYKE G.H. (1979): Optimal foraging in bumblebees: rule of movement between flowers within inflorescences. — Anim. Behav. **27**: 1167-1181.

PYKE G.H. (1982): Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. — Ecology **63**: 555-573.

PYKE G.H., PULLIAM H.R. & E.L. CHARNOV (1977): Optimal foraging theory: A selective review of theory and tests. — Quart. Rev. Biol. **52**: 137-154.

RANTA E. (1983b): Proboscis length and the coexistence of bumblebee species. — Oikos **43**: 189-196.

RANTA E., LAPPALAINEN K. & H. MIETTINEN (1984): Foraging dynamics of two bumblebee species (*B. lucorum* and *B. lapidarius*) during one summer. — Ann. Zool. Fennici **21**: 77-88.

RANTA E. & H. LUNDBERG (1980): Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. — Oikos **35**: 298-302.

RANTA E., LUNDBERG H. & I. TERÄS (1981a): Patterns of resource utilization in two Fennoscandian bumblebee communities. — Oikos **36**: 1-11.

RANTA E. & K. VEPSÄLÄINEN (1981): Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. — Oikos **36**: 28-34.

RASMONT P. (1984): Les bourdons du genre *Bombus* LATREILLE sensu stricto en Europe Occidentale et Centrale. — Spixiana **7**: 135-160.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

RATHMAYER E. (1985): Die Vegetation des Naturschutzgebietes Eichkogel bei Mödling und die Problematik der Erhaltung menschlich bedingter, seltener Vegetationstypen. — Dipl.-Arbeit, Univ. Bodenkultur, Wien.

REDL W. (1973): Beitrag zur Vegetation der Süd- u. Südsüdwesthänge des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich). — Verh. Zool.- Bot. Ges. Wien **113**: 71-74.

RESSL F. (1974): Beitrag zur Kenntnis der Hummelfauna des südwestlichen Niederösterreich. — Beitr. Ent. **24** (1-4): 67-71.

SEGER M. (1973): Vegetationskundliche Studie Eichkogel. — Geogr. Jahresber. Österr. **34**: 47-64.

SOWIG P. (1988): Körpergröße und Rüssellänge bei Hummelarbeiterinnen: Die Rolle ihrer inter- und intraspezifischen Variabilität für die unterschiedliche Ressourcennutzung. — Diss. Univ. Freiburg i Br.: 140 pp.

SOWIG P. (1989): Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). — Oecologia **78**: 550-558.

SOWIG P. (1991): Die Erfassung und Analyse von Blütenbesucher-Gemeinschaften dargestellt am Beispiel der Hummeln (Hymenoptera: Apidae: Bombinae). — Beih. zu den Verh. der Ges. f. Ökol. **2**: 129-144.

STRICKLER K. (1979): Specialization and foraging efficiency of solitary bees. — Ecology **60**: 998-1009.

TERÄS I. (1976b): Flower visits of bumblebees, *Bombus* LATR. (Hymenoptera, Apidae), during one summer. — Ann. Zool. Fennici **13**: 200-232.

TERÄS I. (1985): Food plants and flower visits of bumblebees (*Bombus*: Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. — Acta Zool. Fenn. **179**: 1-120.

WAGNER H. (1941): Die Trockenrasengesellschaften am Alpenostrand. — Denkschr. der Akad. f. Wiss., Wien, Mathem. naturwiss. Kl. **104**: 1-81.

WESTRICH P. (1990): Die Wildbienen Baden-Württembergs, Spezieller Teil. — Verlag Eugen Ulmer: 972 pp.

ZIMMERMANN M. & J.M. PLEASANTS (1982): Competition among pollinators: quantification of available resources. — Oikos **38**: 381-383.

Anschrift der Verfasser: Mag. Carin FARNBERGER,
O. Univ. Prof. Dr. Hannes F. PAULUS,
Institut f. Zoologie, Abt. f. Evolutionsbiologie, Universität Wien,
Althanstr. 14, 1090 Wien, Austria.